

برآورد گرافیکی نحوه کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و اجزای آن در لاین‌های S7 ذرت در شرایط نرمال و کمبود آب

معصومه زمانی فارسی^۱، مهدی رحیمی^{۲*}، مریم عبدلی نسب^۲، امین باقی‌زاده^۲

۱. دانشجوی کارشناسی ارشد، گروه بیوتکنولوژی، پژوهشکده علوم محیطی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان
۲. استادیار گروه بیوتکنولوژی، پژوهشکده علوم محیطی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان
۳. دانشیار گروه بیوتکنولوژی، پژوهشکده علوم محیطی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان

تاریخ دریافت: ۹۷/۰۴/۲۸؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۰۶/۱۳

چکیده

عملکرد و اجزای آن در ذرت نمونه‌ای از صفات کمی هستند. دانستن نحوه عمل و اثر متقابل ژن‌ها تعیین خواهد کرد که کدام روش به‌زادگی می‌تواند تأثیر عمل ژن را بهینه‌تر کند و نقش روش‌های به‌زادگی در تکامل گیاهان زراعی را روشن خواهد کرد. به‌منظور برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات عملکرد دانه و اجزای آن، نتایج حاصل از تلاقی نیمه دی‌آل پنج لاین S7 ذرت در نسل F1 مورد ارزیابی قرار گرفتند. ژنوتیپ‌های مورد بررسی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در دو شرایط نرمال (دور آبیاری ۵ روز) و کمبود آب (دور آبیاری ۱۰ روز) در منطقه کرمان، ایران در سال زراعی ۹۶-۱۳۹۵ کشت شدند. صفات تعداد بلال، تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه، تعداد دانه در بلال، طول بلال، وزن صد دانه و عملکرد دانه در بوته در دو شرایط نرمال و کمبود آب مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که اثرات افزایشی و غیر افزایشی هر دو در کنترل صفات مورد مطالعه نقش داشتند. با توجه به نتایج گرافیکی تجزیه همین و نقش بیشتر اثرات فوق غالبیت در کنترل اکثر صفات در شرایط نرمال و کمبود آب، استفاده از پدیده هتروزیس و تولید ارقام هیبرید برای بهبود و اصلاح ذرت پیشنهاد می‌شود. همچنین برآورد وراثت‌پذیری عمومی بالا و وراثت‌پذیری خصوصی متوسط برای صفات مورد مطالعه نیز نشان‌دهنده امیدبخش بودن مواد ژنتیکی مورد مطالعه برای اصلاح و بهبود صفات تحت شرایط نرمال و کمبود آب بود.

واژه‌های کلیدی: تلاقی دی‌آل، روش جینکز-همین، عمل ژن، وراثت‌پذیری.

مقدمه

ذرت (*Zea mays* L.) با توجه به نقش مهم آن در تغذیه انسان و دام و ماده خام صنعتی، جایگاه ارزشمندی در جهان دارد (Shiferaw et al., 2011). تنش رطوبتی ناشی از کمبود آب و اشکال مختلف آن یکی از اصلی‌ترین و فراگیرترین عوامل محدودکننده عملکرد گیاهان زراعی بخصوص در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان است (Fathi and Tari, 2016). طبق گزارش فائو حدود ۱۵ تا ۲۰ درصد عملکرد ذرت در سال به دلیل کمبود آب کاهش می‌یابد و چنین کاهش حتی ممکن است در آینده به علت تغییرات مداوم و شدیدتر آب‌وهوا افزایش یابد (FAO, 2016). یکی از اصلی‌ترین اهداف به‌زادگران اصلاح گیاهان زراعی برای تحمل کمبود آب است (Verslues et

al., 2011). تنش رطوبتی ناشی از کمبود آب و اشکال مختلف آن یکی از اصلی‌ترین و فراگیرترین عوامل محدودکننده عملکرد گیاهان زراعی بخصوص در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان است

al., 2015) با استفاده از تجزیه گرافیکی هیمن برای مطالعه دی‌آل در ذرت گزارش شد که صفات طول بلال، تعداد دانه در بلال، تعداد دانه در ردیف و وزن صد دانه تحت کنترل اثرات افزایشی بودند درحالی‌که ارتفاع بوته و سطح برگ تحت کنترل اثرات غیر افزایشی قرار داشتند.

در مطالعه دیگری اثرات ژنی صفات ذرت در دو آزمایش مجزا تحت شرایط نرمال و کمبود آب مورد مطالعه قرار گرفت و نتایج نشان داد که در هر دو شرایط تنش و نرمال، صفات ارتفاع گیاه، تعداد ردیف دانه در بلال، تعداد دانه در ردیف و عملکرد دانه در بوته با اثر فوق غالبیت و صفت وزن ۱۰۰ دانه تحت کنترل اثر غالبیت نسبی بود (Moradi and Choukan, 2017). همچنین در پژوهش دیگری با استفاده از مطالعه روش گرافیکی هیمن در ذرت گزارش داده شد که صفات طول بلال، تعداد ردیف دانه، تعداد دانه در ردیف، وزن صد دانه و عملکرد دانه تحت کنترل اثرات فوق غالبیت ژن‌ها قرار داشتند (Lay and Razdan, 2017).

با توجه به اینکه تاکنون مطالعه‌ای در مورد نحوه کنترل ژنتیکی صفات ذرت در منطقه ماهان کرمان در شرایط نرمال و تنش کمبود آب انجام نشده است؛ بنابراین هدف از این تحقیق، بررسی اثر ژن‌ها، وراثت‌پذیری و نحوه کنترل عملکرد و اجزای آن در شرایط کمبود آب در مقایسه با شرایط نرمال در ذرت بود تا از آن طریق بتوان روش‌های مناسب به‌نژادی را انتخاب کرده و در راه تولید ارقام پرمحصول ذرت در منطقه گام مؤثری برداشت.

مواد و روش‌ها

ابتدا بیست جمعیت مورد مطالعه با والد KSC704 تلاقی داده شد (این جمعیت‌ها و والد KSC704 از لحاظ ظاهر بوته، تعداد بلال، عملکرد و سایر صفات در حد بالایی بودند و برای تولید ترکیب‌های سازگار و پرمحصول ذرت با مقاومت نسبی به تنش‌های زنده و غیرزنده انتخاب شده بودند) و در سال اول ارزیابی تک بوته‌های انتخابی با ظاهری مناسب مانند تعداد بلال بیشتر، ریشه‌های قوی، ضخامت ساقه بهتر، وضعیت و زاویه مناسب برگ با ساقه، عدم تظاهر علائم آفات و بیماری‌ها انتخاب شدند. عملیات خودگشنی در زمان مناسب و با دقت انجام گردید. در ابتدا بیش از ۷۰۰ تک بوته تا مرحله S3 گزینش و خودگشن شدند. در مرحله S3 با یک آزمایش زود آزمون با دو تستر B73 و MO17 (این دو لاین از لاین‌های استاندارد جهانی و ایران

al., 2006). از این‌رو در ذرت، شناسایی، انتخاب و استفاده از ارقام متحمل در برابر کمبود آب به‌منظور جلوگیری از کاهش محصول از موارد بسیار مهم و ضروری در برنامه‌های به‌نژادی به شمار می‌رود (Atlin et al., 2017). به‌منظور طراحی و اجرای یک برنامه به‌نژادی مؤثر و مفید، آگاهی از نحوه کنترل ژنتیکی صفات مورد بررسی، میزان تأثیر عوامل محیطی و اثر متقابل عوامل ژنتیکی و محیطی ضروری است (Hallauer et al., 2010).

از بین روش‌های مختلف تجزیه و تحلیل ژنتیکی صفات کمی، روش تجزیه دی‌آل به‌عنوان روشی مناسب و کارا به‌منظور برآورد ساختار ژنتیکی جمعیت‌های مربوطه در زمان نسبتاً کوتاه مورد توجه به‌نژادگران گیاهی بوده است (Hallauer et al., 2010). از بین روش‌های مختلف تجزیه دی‌آل نیز روش گرافیکی هیمن که بر پایه برآورد اجزاء واریانس است، اطلاعات مفیدی در مورد پارامترهای ژنتیکی صفات کمی و وضعیت ژنتیکی والدین مورد مطالعه ارائه می‌دهد (Christie and Shattuck, 1992). این روش در ابتدا به‌وسیله جینکز و هیمن (Jinks and Hayman, 1953) پیشنهاد گردید و متعاقب آن به‌وسیله جینکز (Jinks, 1954) و هیمن (Hayman, 1954a; 1954b; 1957; 1958; 1960) به‌طور مستقل توسعه یافت.

در مطالعه‌ای نحوه کنترل ژنتیکی صفات مختلف ذرت با روش هیمن بررسی شد و نتایج نشان داد که صفت عملکرد دانه تحت کنترل اثرات غالبیت قرار داشت. درحالی‌که صفت قطر دانه با غالبیت کامل کنترل شد. همچنین صفات دوره پر شدن دانه، تعداد دانه در ردیف، تعداد دانه در بلال، تعداد ردیف دانه، قطر بلال، عمق دانه و وزن هزار دانه تحت کنترل اثرات افزایشی و غالبیت ناقص قرار داشتند (Khodarahmpour, 2011). در مطالعه دیگری به روش هیمن گزارش شده است که تعداد ردیف دانه و عملکرد دانه تحت کنترل اثر فوق غالبیت ژن‌ها قرار داشتند و اثر غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل صفات عملکرد دانه، تعداد ردیف در بلال، عمق دانه و ارتفاع بوته نقش بیشتری داشت (Zare et al., 2011). در پژوهش دیگری با استفاده از روش تجزیه گرافیکی هیمن در ذرت، ثابت شده است که برای اکثر صفات از جمله تعداد ردیف دانه، وزن صد دانه و عملکرد دانه در بوته در دو شرایط نرمال و کمبود آب اثرات فوق غالبیت نقش بیشتری داشتند (Hussain et al., 2014). همچنین در مطالعه اسلام و همکاران (Aslam et

می‌باشند (Choukan and Warburton, 2006; Stojakovic et al., 2007) عملیات غربال لاین‌ها بر مبنای صفاتی که در بالا ذکر شد، صورت گرفت و تعداد ۱۹۸ لاین انتخاب گردید و در مرحله S6 نیز با یک آزمایش زود آزمون با دو تستر B73 و MO17 عملیات غربال لاین‌ها صورت گرفت و در نهایت ۱۵ لاین انتخاب شد. این لاین‌ها در مرحله S6 در مزرعه ارزیابی و با تجزیه خوشه‌ای در سه گروه و در ۵ زیرگروه تقسیم شدند. در نهایت از هر زیرگروه یک لاین انتخاب و در سه دسته ۵ تایی تقسیم شدند تا در مطالعات بعدی مورد استفاده قرار گیرند. پنج لاین اصلاح‌شده S7 ذرت که در دسته دوم بودند به نام‌های KSC704-S7-1، KSC704-S7-4، KSC704-S7-8، KSC704-S7-12 و KSC704-S7-15 در قالب تلاقی دی‌آلل یک‌طرفه در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته کرمان باهم تلاقی داده شدند. در سال زراعی بعد (۹۶-۱۳۹۵) والد‌ها و نتاج حاصل از تلاقی بین آن‌ها در دو آزمایش جداگانه در دو شرایط نرمال (دور آبیاری ۵ روز) و کمبود آب (دور آبیاری ۱۰ روز) (تیمار آبیاری در دو سطح آبیاری نرمال و تنش شدید به ترتیب بر اساس ۵۰ و ۸۵ درصد رطوبت قابل استفاده اعمال گردید) بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار کشت شدند و صفات عملکرد و اجزای عملکرد در آن‌ها بر اساس دستورالعمل (IBPGR, 1991) ارزیابی گردیدند. صفات مورد مطالعه شامل تعداد بلال در بوته، تعداد دانه در بلال (تعداد کل دانه‌های پر در بلال)، تعداد ردیف دانه (تعداد کل ردیف‌های موجود در یک بلال)، تعداد دانه در هر ردیف (تعداد کل دانه‌های پر موجود در هر ردیف بلال)، طول بلال (برحسب سانتی‌متر)، وزن صد دانه (برحسب گرم) و عملکرد تک بوته (برحسب گرم) بودند.

نتایج و بحث

پس از جمع‌آوری داده‌ها، آزمون نرمال بودن اشتباهات آزمایشی با آزمون نرمال بودن اشتباهات آزمایشی و همگنی واریانس اشتباهات آزمایشی، یکنواختی خطای آزمایشی را برای همه صفات مورد مطالعه در دو شرایط نرمال و کمبود آب نشان داد (داده‌ها نشان داده نشدند). نتایج آزمون مقدماتی روش جینکز-هیمن نشان داد که شیب خط رگرسیون Wr روی Vr برای صفات مورد مطالعه اختلاف معنی‌داری از یک نداشته و در مقابل اختلاف آن از صفر معنی‌دار بود. علاوه بر آن آزمون $Wr-Vr$ نیز برای این صفات معنی‌دار نبود. به این ترتیب، اثرات اپیستازی ژن‌ها در کنترل این صفات وجود نداشته و می‌توان تجزیه و تحلیل گرافیکی دی‌آلل را به‌طور کامل برای آن‌ها انجام داد. تجزیه واریانس مرکب داده‌ها نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها، محیط و اثر متقابل ژنوتیپ×محیط برای کلیه صفات مورد مطالعه وجود داشت (جدول ۱). معنی‌داری اثر ساده محیط نشان‌دهنده تفاوت بین شرایط مطلوب آبیاری و کمبود آب و معنی‌داری اثر ساده ژنوتیپ حاکمی از وجود تفاوت‌های ژنتیکی بین لاین‌ها و هیبریدهای ذرت بود. همچنین معنی‌داری اثر متقابل ژنوتیپ در محیط نیز مؤید آن است که عملکرد نسبی ژنوتیپ‌ها از محیطی به محیط دیگر متفاوت بوده و بنابراین انتخاب ژنوتیپ‌ها و هیبریدها

می‌باشند (Choukan and Warburton, 2006; Stojakovic et al., 2007) عملیات غربال لاین‌ها بر مبنای صفاتی که در بالا ذکر شد، صورت گرفت و تعداد ۱۹۸ لاین انتخاب گردید و در مرحله S6 نیز با یک آزمایش زود آزمون با دو تستر B73 و MO17 عملیات غربال لاین‌ها صورت گرفت و در نهایت ۱۵ لاین انتخاب شد. این لاین‌ها در مرحله S6 در مزرعه ارزیابی و با تجزیه خوشه‌ای در سه گروه و در ۵ زیرگروه تقسیم شدند. در نهایت از هر زیرگروه یک لاین انتخاب و در سه دسته ۵ تایی تقسیم شدند تا در مطالعات بعدی مورد استفاده قرار گیرند. پنج لاین اصلاح‌شده S7 ذرت که در دسته دوم بودند به نام‌های KSC704-S7-1، KSC704-S7-4، KSC704-S7-8، KSC704-S7-12 و KSC704-S7-15 در قالب تلاقی دی‌آلل یک‌طرفه در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته کرمان باهم تلاقی داده شدند. در سال زراعی بعد (۹۶-۱۳۹۵) والد‌ها و نتاج حاصل از تلاقی بین آن‌ها در دو آزمایش جداگانه در دو شرایط نرمال (دور آبیاری ۵ روز) و کمبود آب (دور آبیاری ۱۰ روز) (تیمار آبیاری در دو سطح آبیاری نرمال و تنش شدید به ترتیب بر اساس ۵۰ و ۸۵ درصد رطوبت قابل استفاده اعمال گردید) بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار کشت شدند و صفات عملکرد و اجزای عملکرد در آن‌ها بر اساس دستورالعمل (IBPGR, 1991) ارزیابی گردیدند. صفات مورد مطالعه شامل تعداد بلال در بوته، تعداد دانه در بلال (تعداد کل دانه‌های پر در بلال)، تعداد ردیف دانه (تعداد کل ردیف‌های موجود در یک بلال)، تعداد دانه در هر ردیف (تعداد کل دانه‌های پر موجود در هر ردیف بلال)، طول بلال (برحسب سانتی‌متر)، وزن صد دانه (برحسب گرم) و عملکرد تک بوته (برحسب گرم) بودند.

بعد از جمع‌آوری داده‌ها، آزمون نرمال بودن اشتباهات آزمایشی با آزمون کولموگروف-اسمیرنوف (Razali and Wah, 2011) و یکنواختی واریانس اشتباه دو محیط انجام شد. سپس برای آزمون اثرات اپیستازی و صادق بودن مفروضات روش هیمن از ضریب رگرسیون Wr روی Vr استفاده شد و برای آزمون تفاوت معنی‌دار این ضریب از شیب واحد و صفر، آزمون t مورد استفاده قرار گرفت (Hayman, 1958) و در مرحله بعد تجزیه و تحلیل گرافیکی به روش هیمن (Hayman, 1954b) انجام شد. پارامترهای ژنتیکی شامل واریانس افزایشی (D)، واریانس غیر افزایشی

همه صفات معنی‌دار بود (جدول ۱). معنی‌دار بودن اثر متقابل a و b با محیط نشان‌دهنده متفاوت بودن نوع رفتار ژن‌های افزایشی و غیر افزایشی در دو محیط نرمال و کمبود آب است. جز ساده b1 که بیانگر غالبیت جهت‌دار برای صفات است، برای همه صفات به‌جز صفات تعداد دانه در ردیف و تعداد ردیف دانه معنی‌دار بود. همچنین اثر متقابل این جزء با محیط نیز برای صفات تعداد بلال، تعداد دانه در ردیف و وزن صد دانه معنی‌دار بود؛ که نشان‌دهنده تفاوت بین والدین و نتاج از محیطی به محیط دیگر است. اثر ساده b2 برای همه صفات و اثر متقابل آن در محیط برای همه صفات به‌جز تعداد بلال معنی‌دار بود. معنی‌داری این جز عدم یکسان بودن فراوانی ژن‌های غالب و مغلوب در والدین و غیر معنی‌داری آن یکسان بودن فراوانی ژن‌های غالب و مغلوب را در والدین نشان می‌دهد.

برای هر محیط متفاوت خواهد بود و امکان انتخاب ژنوتیپ یا هیبرید پایدار برای هر دو محیط نیز وجود دارد. اثر ساده ژنوتیپ به اجزای a, b, b1, b2 و b3 روی متوسط دو محیط و اثر متقابل ژنوتیپ×محیط برای هر صفت نیز به اثر متقابل این اجزاء در محیط تفکیک شدند (جدول ۱). هر یک از اجزای ساده قابل آزمون روی اثر متقابل هر جزء در محیط و اشتباه آزمایشی هستند که در این مطالعه هر دو آزمون نیز انجام شد (جدول ۱). اثر ساده a برای همه صفات به‌جز صفت تعداد بلال و اثر متقابل آن با محیط نیز برای همه صفات به‌جز صفات تعداد بلال، تعداد دانه در ردیف و عملکرد تک بوته معنی‌دار بود (جدول ۱) که نشان داد اثرات افزایشی در کنترل این صفات نقش دارند و رفتار متفاوتی در دو محیط دارند. جزء ساده b که دربرگیرنده اثرات غیر افزایشی است برای همه صفات معنی‌دار بود و همچنین اثر متقابل آن با محیط نیز برای

جدول ۱. تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف ذرت با روش دوم هیمن تحت شرایط نرمال و کمبود آب

Table 1. Combined analysis of variance of maize different traits by Hayman method under normal and water scarcity conditions

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی dF	Mean Square of studied traits		میانگین مربعات صفات مورد مطالعه	
		تعداد بلال Number of ear	تعداد دانه در ردیف Grain number per row	تعداد ردیف دانه Grain row number	تعداد دانه در بلال Grain number per ear
محیط Environment (Env.)	1	0.267 ^{ns}	582.817 ^{**}	920.417 ^{**}	844669.35 ^{**}
تکرار درون محیط Rep (Env.)	2	0.033	0.883	0.883	56.017
ژنوتیپ Genotype	14	0.838 ^{**}	10.052 ^{**}	7.031 ^{**}	6330.6 ^{**}
A	4	0.154 ^{ns}	15.886 ^{**}	15.882 ^{**}	12836.332 ^{**}
B	10	1.112 ^{**}	7.719 ^{**}	3.491 ^{**}	3728.307 ^{**}
b1	1	3.008 ^{**}	0.008 ^{ns}	0.833 ^{ns}	1267.5 ^{**}
b2	4	1.205 ^{**}	2.223 ^{**}	6.351 ^{**}	2110.018 ^{**}
b3	5	0.658 ^{**}	13.658 ^{**}	1.733 ^{ns}	5515.1 ^{**}
ژنوتیپ×محیط Genotype × Env.	14	0.267 [*]	7.781 ^{**}	8.202 ^{**}	5353.6 ^{**}
a × Env.	4	0.154 ^{ns}	1.257 ^{ns}	7.054 ^{**}	1817.296 ^{**}
b × Env.	10	0.312 [*]	10.3918 [*]	8.662 ^{**}	6768.121 ^{**}
b1 × Env.	1	1.008 ^{**}	2.408 [*]	0.833 ^{ns}	7.5 ^{ns}
b2 × Env.	4	0.205 ^{ns}	12.801 ^{**}	6.28 ^{**}	4393.887 ^{**}
b3 × Env.	5	0.258 ^{ns}	10.058 ^{**}	12.133 ^{**}	10019.633 ^{**}
اشتباه Error	28	0.105	0.526	0.741	27.624

Table 1. Continued

جدول ۱. ادامه

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی DF	Mean Square of studied traits		
		طول بلال Ear length	وزن صد دانه 100-grain weight	عملکرد دانه در بوته Grain yield per plant
محیط Environment	1	318.321**	5593.142**	1205895.34**
تکرار درون محیط Rep (Env.)	2	0.0083333	0.0375	402.575
ژنوتیپ Genotype	14	0.660**	7.7406**	36622.754**
A	4	1.274**	8.308**	16167.797**
B	10	0.415**	7.514**	44804.737**
b1	1	0.133**	5.852**	32743.665**
b2	4	0.271**	7.726**	49512.028**
b3	5	0.586**	7.676**	43451.118**
ژنوتیپ×محیط Genotype × Env.	14	1.183**	1.355**	31834.320**
a × Env.	4	1.350**	1.587**	8877.690 ^{ns}
b × Env.	10	1.116**	1.262**	41016.972**
b1 × Env.	1	0.040 ^{ns}	0.547**	413.261 ^{ns}
b2 × Env.	4	1.262**	1.622**	40717.332**
b3 × Env.	5	1.215**	1.118**	49377.427**
اشتباه Error	28	0.0169	0.0211	3631.5445

^{ns} و * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ با آزمون در برابر اثر متقابل اجزا با محیط؛ # و ## به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ با آزمون در برابر اشتباه آزمایشی.

ns, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels against the interaction of terms with environment, respectively; # and ##: Significant at 5% and 1% probability levels against Error, respectively.

و وزن صد دانه معنی‌دار بود و نشان‌دهنده نقش اثرات افزایشی در کنترل این صفات بود و پارامترهای H1 و H2 برای همه صفات معنی‌دار بود که نقش اثرات غیر افزایشی را در کنترل این صفات نشان داد. با توجه به معنی‌دار بودن پارامترهای D، H1 و H2 برای صفات تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه و وزن صد دانه نقش اثرات افزایشی و غیر افزایشی در کنترل این صفات مشخص گردید ولی بقیه صفات فقط تحت کنترل اثرات غیر افزایشی ژن‌ها قرار داشتند. نسبت $\frac{H_2}{4H_1}$ که تخمین ارزش ui vi یا نسبت ژن‌های غالب با آثار افزایشی و کاهشنده را نشان می‌دهد، در صورت تقارن فراوانی ژنی در بهترین حالت ۰/۲۵ است و در غیر این صورت بیانگر عدم تقارن ژنی برای آلل‌ها غالب است. این نسبت برای صفات تعداد بلال، تعداد دانه در

اثر ساده b3 نیز برای همه صفات به‌جز تعداد ردیف دانه معنی‌دار بود. همچنین اثر متقابل این جزء با محیط نیز برای همه صفات به‌جز تعداد بلال معنی‌دار بود؛ که حاکی از اثر متقابل معنی‌دار ترکیب‌پذیری خصوصی با محیط بوده و تفاوت ترکیب‌پذیری خصوصی ژنوتیپ‌ها از محیطی به محیط دیگر را نشان می‌دهد (جدول ۱). از میان اجزای جدول تجزیه واریانس هیمن، دو جزء a و b3 که بیان‌کننده اثرات افزایشی و غیر افزایشی هستند، از همه مهم‌تر بوده و از محیطی به محیط برای صفات مورد مطالعه تفاوت نشان دادند، بنابراین پارامترهای ژنتیکی و نمودار گرافیکی هر یک از صفات برای محیط‌های نرمال و کمبود آب به‌صورت مجزا بررسی شدند (جدول‌های ۲ و ۳).

برآورد شاخص‌های آماری و اجزاء ژنتیکی برای صفات مورد مطالعه در شرایط نرمال در جدول ۲ ارائه شده است. پارامتر D برای صفات تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه

جدول ۲. پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف در لاین‌های ذرت بر اساس روش هیمن تحت شرایط نرمال

Table 2. Genetic parameters of different traits in maize lines based on Hayman method under normal conditions

پارامترهای ژنتیکی Genetic parameter [#]	تعداد دانه در ردیف		تعداد دانه در بلال		طول بلال Ear length	وزن صد دانه 100-grain weight	عملکرد دانه در بوته Grain yield per plant
	تعداد بلال Number of ear	Grain number per row	تعداد دانه Grain row number	Grain number per ear			
E	0.05 ^{ns}	0.367 ^{ns}	0.533 ^{ns}	14.383 ^{ns}	0.008 ^{ns}	0.011 ^{ns}	3190.489 ^{ns}
D	0.2 ^{ns}	6.058*	4.292**	2565.942 ^{ns}	0.150 ^{ns}	3.869**	12671.699 ^{ns}
F	0.59 ^{ns}	6.74 ^{ns}	1.61 ^{ns}	0 ^{ns}	0.369 ^{ns}	5.099 ^{ns}	35262.286 ^{ns}
H ₁	1.85*	21.58**	7.278**	16126.018**	1.477*	9.256*	172506.434*
H ₂	1.388*	19.235**	6.313**	15281.213**	1.089*	6.871*	137441.051 ^{ns}
h	0.070 ^{ns}	0.284 ^{ns}	0 ^{ns}	273.035 ^{ns}	0.057 ^{ns}	1.909 ^{ns}	5736.777 ^{ns}
$\sqrt{H_1/D}$	3.041	1.887	1.302	2.507	3.136	1.547	3.690
H ₂ /4H ₁	0.188	0.223	0.217	0.237	0.184	0.186	0.199
$\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$	2.883	1.836	1.337	1.000	2.288	2.485	2.211
r	-0.764	-0.518	0.724	-0.155	0.468	-0.508	-0.546
h/H ₂	0.051	0.015	0.000	0.018	0.052	0.278	0.042
h _n ²	0.083	0.139	0.463	0.308	0.231	0.250	0.142
h _b ²	0.885	0.939	0.864	0.997	0.979	0.995	0.927
a	0.055	-2.611	-0.703	-1311.171	0.068	-0.428	4016.554
t ²	0.113 ^{ns}	0.532 ^{ns}	0.149 ^{ns}	4.18 ^{ns}	2.288 ^{ns}	2.217 ^{ns}	12.744 ^{ns}
Wr-Vr	21.1 ^{ns}	42.8 ^{ns}	46.4 ^{ns}	981.1 ^{ns}	285.4 ^{ns}	144.8 ^{ns}	489.65 ^{ns}

E اشتباه آزمایشی، D واریانس ناشی از اثر افزایشی ژن‌ها، F کوواریانس بین اثرات افزایشی و غالبیت، H₁ و H₂ واریانس ناشی از اثر غیر افزایشی ژن‌ها، h مجموع اثر غالبیت مکان‌های ژنی در حالت هتروزایگوسی، $\sqrt{H_1/D}$ میانگین درجه غالبیت، H₂/4H₁ نسبت ژن‌های غالب با اثرات افزایشی و کاهشنده، $(\sqrt{4DH_1 + F})/(\sqrt{4DH_1 - F})$ نسبت تمامی ژن‌های غالب و مغلوب در والدین، r همبستگی بین میانگین والدین (Yr) و پارامتر h/H₂، Wr+Vr تعداد بلوک‌های ژنی کنترل‌کننده صفت و نشان‌دهنده غالبیت، h_n² وراثت‌پذیری خصوصی، h_b² وراثت‌پذیری عمومی، t² آزمون اختلاف معنی‌داری ضریب رگرسیون از یک، Wr-Vr تجزیه واریانس بر اساس تکرارها، a عرض از مبدأ خط رگرسیون.

^{ns}، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

#E environmental variance, D additive variance, F covariance of additive with dominance effect, H₁ and H₂ dominance variances, h dominance effect over all loci in heterozygous phase, $\sqrt{H_1/D}$ mean degree of dominance, H₂/4H₁ proportion of dominance genes with increasing and decreasing effects, $(\sqrt{4DH_1 + F})/(\sqrt{4DH_1 - F})$ proportion of all genes with positive and negative effects in the parents, r correlation between parent means (Yr) with Wr+Vr, h/H₂ number of gene blocks controlling the trait and exhibit dominance, h_n² narrow sense heritability, h_b² broad sense heritability, t² significant test of regression coefficient from one, Wr-Vr analysis of variance for Wr-Vr over replications, a is intercept of regression line.

^{ns}, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۳. پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف در لاین‌های ذرت بر اساس روش همین تحت شرایط کمبود آب

Table 3. Genetic parameters of different traits in maize lines based on Hayman method under water scarcity conditions

پارامترهای ژنتیکی Genetic parameter [#]	تعداد بلال Number of ear	تعداد دانه در ردیف Grain number per row	تعداد ردیف دانه Grain row number	تعداد دانه در بلال Grain number per ear	طول بلال Ear length	وزن صد دانه 100-grain weight	عملکرد دانه در بوته Grain yield per plant
E	0.051 ^{ns}	0.183 ^{ns}	0.217 ^{ns}	15.133 ^{ns}	0.009 ^{ns}	0.012 ^{ns}	225.791 ^{ns}
D	0.012 ^{ns}	2.992*	2.983*	1400.242 ^{ns}	1.097**	4.027*	0 ^{ns}
F	0.177 ^{ns}	3.69 ^{ns}	3.34 ^{ns}	1672.94 ^{ns}	0.791*	4.805 ^{ns}	91.847 ^{ns}
H ₁	0.969**	15.718**	17.217**	5858.798*	1.804**	9.410*	3843.387**
H ₂	0.746**	12.085**	13.327**	3989.673*	1.558**	7.882*	3062.207*
h	0.545**	0.292 ^{ns}	0.501 ^{ns}	197.675 ^{ns}	0 ^{ns}	0.534 ^{ns}	4809.063**
$\sqrt{H_1/D}$	9.012	2.292	2.402	2.046	1.282	1.529	∞
H ₂ /4H ₁	0.193	0.192	0.194	0.170	0.216	0.209	0.19919
$\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$	10.274	1.736	1.608	1.825	1.783	2.280	-1
r	-0.936	-0.102	0.040	0.230	-0.102	-0.759	-0.62114
h/H ₂	0.731	0.024	0.038	0.050	0.000	0.068	1.57046
h _n ²	0.109	0.314	0.332	0.441	0.410	0.159	0.25798
h _b ²	0.810	0.961	0.959	0.992	0.987	0.995	0.831
a	-0.050	-1.291	-1.630	162.783	-0.115	0.684	-190.2164
t ²	0.035 ^{ns}	0.572 ^{ns}	0.276 ^{ns}	0.686 ^{ns}	0.235 ^{ns}	1.447 ^{ns}	4.736 ^{ns}
Wr-Vr	19.7 ^{ns}	38.65 ^{ns}	47.35 ^{ns}	976.76 ^{ns}	280.55 ^{ns}	149.25 ^{ns}	480.85 ^{ns}

[#] E اشتباه آزمایشی، D واریانس ناشی از اثر افزایشی ژن‌ها، F کوواریانس بین اثرات افزایشی و غالبیت، H₁ و H₂ واریانس ناشی از اثر غیر افزایشی ژن‌ها، h مجموع اثر غالبیت مکان‌های ژنی در حالت هتروزیگوسی، $\sqrt{H_1/D}$ میانگین درجه غالبیت، H₂/4H₁ نسبت ژن‌های غالب با اثرات افزایشی و کاهنده، $(\sqrt{4DH_1 + F})/(\sqrt{4DH_1 - F})$ نسبت تمامی ژن‌های غالب و مغلوب در والدین، r همبستگی بین میانگین والدین (Yr) و پارامتر Wr+Vr، h/H₂ تعداد بلوک‌های ژنی کنترل‌کننده صفت و نشان‌دهنده غالبیت، h_n^2 وراثت‌پذیری خصوصی، h_b^2 وراثت‌پذیری عمومی، t² آزمون اختلاف معنی‌داری ضریب رگرسیون از یک، Wr-Vr تجزیه واریانس Wr-Vr بر اساس تکرارها، a عرض از مبدأ خط رگرسیون. ^{ns} و ^{**} به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

[#]E environmental variance, D additive variance, F covariance of additive with dominance effect, H₁ and H₂ dominance variances, h dominance effect over all loci in heterozygous phase, $\sqrt{H_1/D}$ mean degree of dominance, H₂/4H₁ proportion of dominance genes with increasing and decreasing effects, $(\sqrt{4DH_1 + F})/(\sqrt{4DH_1 - F})$ proportion of all genes with positive and negative effects in the parents, r correlation between parent means (Yr) with Wr+Vr, h/H₂ number of gene blocks controlling the trait and exhibit dominance, h_n^2 narrow sense heritability, h_b^2 broad sense heritability, t² significant test of regression coefficient from one, Wr-Vr analysis of variance for Wr-Vr over replications, a is intercept of regression line.

^{ns}, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

نتایج تجزیه گرافیکی نشان‌دهنده وجود اثرات فوق غالبیت در کنترل این صفات بود. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی بر اساس مدل همین-جینکز برای صفات تعداد بلال، تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه، تعداد دانه در بلال، طول بلال، وزن صد دانه و عملکرد تک بوته به ترتیب برابر ۰/۰۸۳، ۰/۱۳۹، ۰/۴۶۳، ۰/۳۰۸، ۰/۲۳۱، ۰/۲۵۰ و ۰/۱۴۲ بود که نشان‌دهنده وراثت‌پذیری پایین این صفات است،

ردیف، تعداد ردیف دانه، تعداد دانه در بلال، طول بلال، وزن صد دانه و عملکرد تک بوته به ترتیب برابر با ۰/۱۸۸، ۰/۲۲۳، ۰/۲۱۷، ۰/۲۳۷، ۰/۱۸۴، ۰/۱۸۶ و ۰/۱۹۹ بود که نشان‌دهنده متفاوت بودن ژن‌های غالب افزایشی و کاهنده در والدین برای همه صفات است. میانگین درجه غالبیت $(\sqrt{\frac{H_1}{D}})$ نیز برای همه صفات بالاتر از یک بود که همانند

لذا با توجه به سهم زیاد اثرات غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات، پتانسیل انتخاب برای این صفات بالا نخواهد بود و بنابراین روش‌های اصلاحی مبتنی بر دورگیری و انتخاب در نسل‌های پیشرفته می‌تواند مفید باشد (Zare et al., 2011).

پارامتر r که همبستگی بین والدین و $W_r + V_r$ را نشان می‌دهد، بیانگر نحوه رفتار آل‌های غالب است که در صورت منفی بودن یعنی آل‌های غالب کاهنده بوده و باعث کاهش صفت می‌شوند و در صورت کاملاً مثبت آل‌های غالب افزایش‌دهنده بوده و باعث افزایش صفت می‌شوند. در این مطالعه پارامتر r یا ضریب همبستگی (جدول ۲) برای همه صفات به جز طول بلال علامت منفی بود که نشان‌دهنده آل‌های کاهنده غالب است. نسبت $\frac{\sqrt{4ADH_1 + F}}{\sqrt{4ADH_1 - F}}$ نشان‌دهنده بیشتر یا کمتر بودن آل‌های غالب و مغلوب در والدین است، به طوری که وقتی این نسبت برابر با یک باشد، ژن‌های غالب و مغلوب در والدین مساوی است، وقتی این نسبت کمتر از یک باشد، نشان‌دهنده فراوانی بیشتر ژن‌های مغلوب در والدین است و وقتی این نسبت از یک بیشتر باشد نسبت ژن‌های غالب در والدین بیشتر است. محاسبه نسبت $\frac{\sqrt{4ADH_1 + F}}{\sqrt{4ADH_1 - F}}$ نیز نشان داد که در مجموع لاین‌های مورد مطالعه برای همه صفات مورد مطالعه دارای آل‌های غالب بیشتری نسبت به آل‌های مغلوب می‌باشند. با توجه به منفی بودن علامت r برای این همه صفات به جز تعداد ردیف دانه و تعداد دانه در بلال در شرایط کمبود آب مشخص گردید که آل‌های افزایش‌دهنده در کنترل این صفات غالب هستند (جدول ۳). متفاوت بودن کنترل صفات در شرایط محیطی دیگر هم توسط محققین دیگر نیز گزارش شده بود به طوری که حسین و همکاران (Hussain et al., 2014) و همچنین مرادی و چوگان (Moradi and Choukan, 2017) نیز تفاوت در کنترل ژنتیکی این صفات در شرایط نرمال و کمبود آب را گزارش کردند.

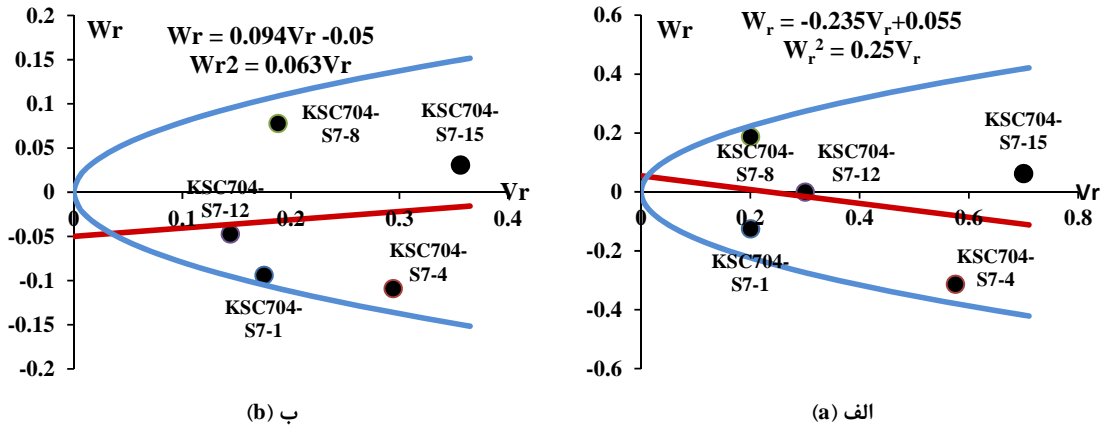
فوق غالبیت ژن‌ها را در کنترل صفات تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه و عملکرد دانه گزارش کردند در حالی که زارع (Zare et al., 2011) اثر افزایشی ژن‌ها را در کنترل صفات عمق دانه، تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه و عملکرد دانه گزارش نموده‌اند که دلیل آن شاید به خاطر نوع والدین و نحوه توزیع آل‌ها در والدین و همچنین اثر متقابل محیط و ژن‌های کنترل‌کننده آن‌ها باشد.

برای صفات تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه و طول بلال معنی‌دار بودند و نقش اثرات افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات را نشان دادند. در حالی که برای صفات تعداد بلال، تعداد دانه در بلال، وزن صد دانه و عملکرد تک بوته فقط پارامترهای H_1 و H_2 معنی‌دار بودند و نقش اثرات غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات مشخص گردید. برآورد نسبت $\frac{H_2}{4H_1}$ برای صفات تعداد بلال، تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه، تعداد دانه در بلال، طول بلال، وزن صد دانه و عملکرد تک بوته به ترتیب برابر با ۰/۱۹۳، ۰/۱۹۲، ۰/۱۹۴، ۰/۱۷۰، ۰/۲۱۶، ۰/۲۰۹ و ۰/۱۹۶ بود که نشان‌دهنده عدم تساوی فراوانی آل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفات بود.

همچنین میانگین درجه غالبیت برای آن‌ها بیشتر از یک و نشان‌دهنده اثر فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل همه این صفات بود که تأیید کننده نتایج تجزیه گرافیکی است. نسبت $\frac{\sqrt{4ADH_1 + F}}{\sqrt{4ADH_1 - F}}$ نیز نشان داد که لاین‌های مورد مطالعه برای این صفات دارای آل‌های غالب بیشتری نسبت به آل‌های مغلوب می‌باشند. با توجه به منفی بودن علامت r برای این همه صفات به جز تعداد ردیف دانه و تعداد دانه در بلال در شرایط کمبود آب مشخص گردید که آل‌های افزایش‌دهنده در کنترل این صفات غالب هستند (جدول ۳). متفاوت بودن کنترل صفات در شرایط محیطی دیگر هم توسط محققین دیگر نیز گزارش شده بود به طوری که حسین و همکاران (Hussain et al., 2014) و همچنین مرادی و چوگان (Moradi and Choukan, 2017) نیز تفاوت در کنترل ژنتیکی این صفات در شرایط نرمال و کمبود آب را گزارش کردند.

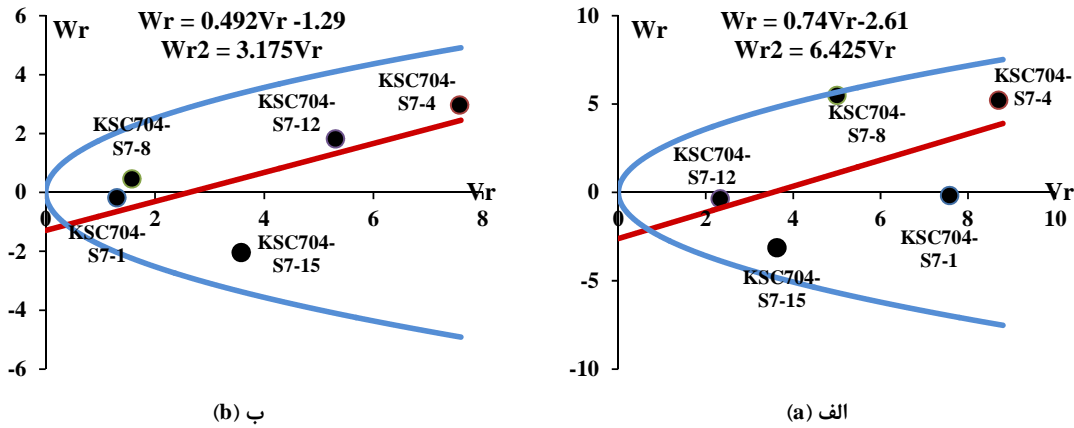
پراکنش والدین برای صفات مورد مطالعه در شکل‌های ۱ تا ۷ در دو شرایط نرمال و کمبود آب نشان داده شده است. با توجه به خط رگرسیون W_r روی V_r ، والدینی که نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r هستند، دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب و والدینی که دورترین فاصله را با محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r دارند دارای بیشترین آل‌های مغلوب می‌باشند.

پراکنش والدین برای صفت تعداد بلال در شرایط نرمال (شکل ۱-الف) و کمبود آب (شکل ۱-ب) نشان داد که



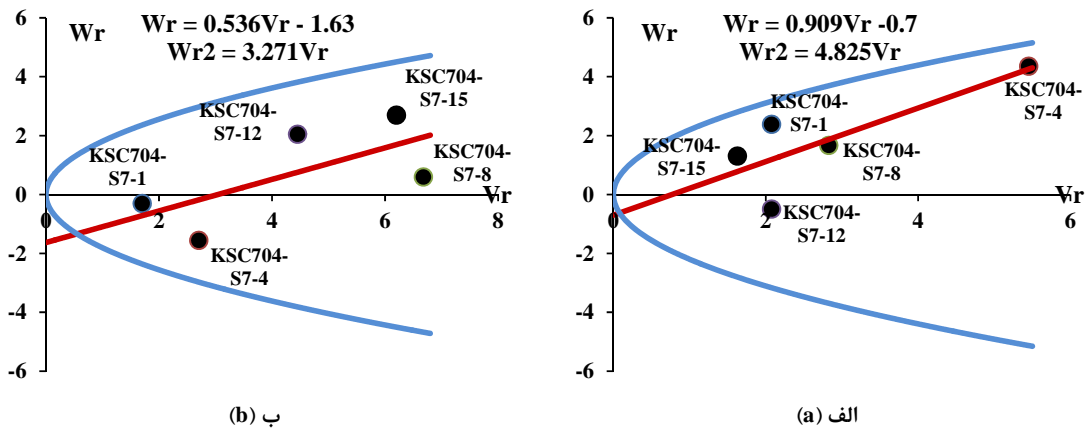
شکل ۱. نمودار W_r/V_r برای صفت تعداد بلال تحت شرایط نرمال (الف) و کمبود آب (ب).

Fig. 1. W_r/V_r graph for number of ear trait under normal (a) and water scarcity (b) conditions



شکل ۲. نمودار W_r/V_r برای صفت تعداد دانه در ردیف تحت شرایط نرمال (الف) و کمبود آب (ب).

Fig. 2. W_r/V_r graph for grain number per row trait under normal (a) and water scarcity (b) conditions



شکل ۳. نمودار W_r/V_r برای صفت تعداد ردیف دانه تحت شرایط نرمال (الف) و کمبود آب (ب).

Fig. 3. W_r/V_r graph for grain row number trait under normal (a) and water scarcity (b) conditions.

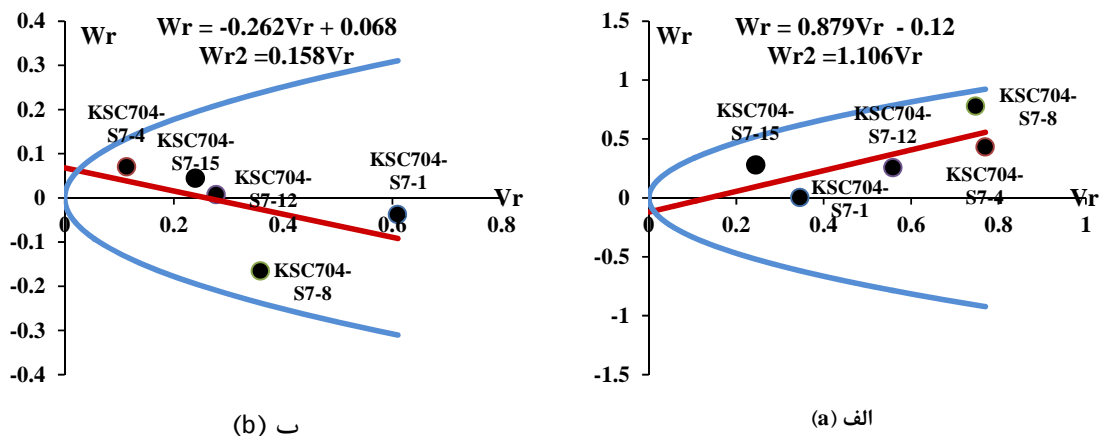
شرایط نرمال و لاین‌های KSC704-S7-8 و KSC704-S7-15 بیشترین فاصله را با محل مذکور داشتند و در نتیجه حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب را برای این صفات دارا بودند و با توجه به کاهنده یا افزایشی بودن آلل‌ها می‌توان از این والدین در برنامه‌های به‌نژادی استفاده نمود. از آنجایی که این صفات به‌وسیله اثرات فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند، بنابراین برای افزایش و بهبود این صفات می‌توان از پدیده هتروزیس بهره برد.

پراکنش والدین برای صفات طول بلال و عملکرد دانه نشان داد که خط رگرسیون قسمت مثبت محور Wr را برای این صفات در شرایط نرمال قطع نموده است (شکل‌های ۴ و ۵ الف)، در حالی که در شرایط کمبود آب قسمت منفی محور Wr را قطع کرده است (شکل‌های ۴ و ۵ ب). لذا صفات طول بلال و عملکرد دانه تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها در شرایط کمبود آب قرار دارند و بنابراین برای اصلاح این صفات از پدیده هتروزیس و تولید هیبرید باید استفاده نمود. همچنین با توجه به کاهنده بودن آلل‌های غالب می‌توان از والدینی که دارای آلل‌های مغلوب هستند در برنامه‌های به‌نژادی برای اصلاح این دو صفت در شرایط کمبود آب استفاده نمود. در مقابل در شرایط نرمال، این دو صفت تحت کنترل اثر غالب ناقص ژن‌ها داشتند؛ بنابراین می‌توان از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر تلاقی و انتخاب در نسل‌های در حال پیشرفت برای بهبود صفات طول بلال و عملکرد دانه در شرایط نرمال استفاده نمود.

صفت تعداد بلال در شرایط نرمال توسط اثر غالبیت ژن‌ها و در شرایط کمبود آب تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها قرار دارد و بنابراین روش اصلاحی این صفت در دو شرایط باهم فرق دارند.

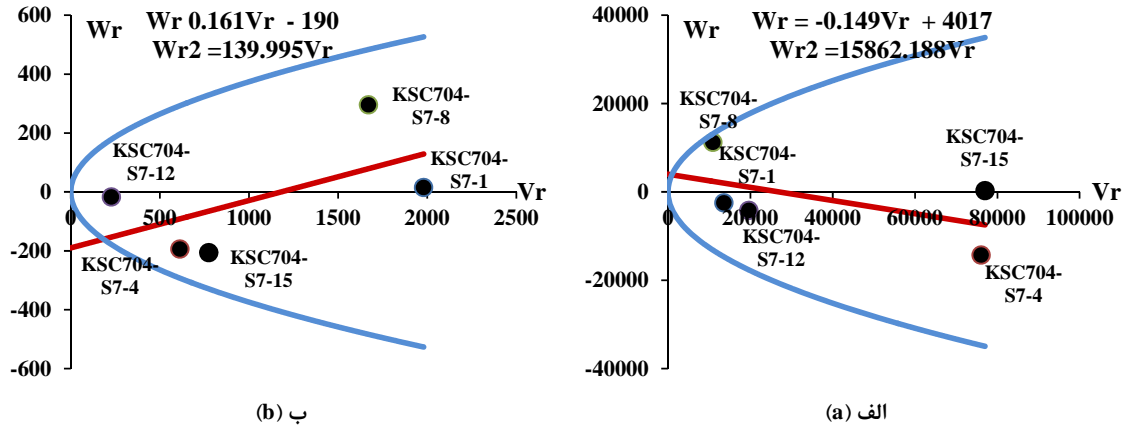
برای صفات تعداد دانه در ردیف (شکل ۲- الف و ب) و تعداد ردیف دانه (شکل ۳- الف و ب) خط رگرسیون Wr روی Vr در قسمت منفی محور Wr را در هر دو شرایط نرمال و کمبود آب قطع نموده است، به این معنی که این صفات تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها در هر دو شرایط قرار دارند.

پراکنش والد‌ها در طول خط رگرسیون نشان داد لاین KSC704-S7-12 در شرایط نرمال و لاین KSC704-S7-1 در شرایط کمبود آب برای صفت تعداد دانه در ردیف و لاین‌های KSC704-S7-12 و KSC704-S7-15 در شرایط نرمال و لاین KSC704-S7-1 برای صفت تعداد ردیف دانه نزدیک‌ترین والدین به محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr هستند، لذا این ارقام دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب می‌باشند؛ بنابراین با توجه به افزایشی بودن آلل‌های غالب برای صفت تعداد ردیف دانه از این والد‌ها می‌توان برای افزایش این صفت و با توجه به کاهنده بودن آلل‌های غالب برای صفت تعداد دانه در ردیف می‌توان از این والد‌ها برای کاهش این صفت در برنامه‌های به‌نژادی استفاده نمود. در مقابل، لاین‌های KSC704-S7-4 و KSC704-S7-12 به ترتیب در شرایط نرمال و کمبود آب برای صفت تعداد دانه در ردیف و لاین KSC704-S7-4 در



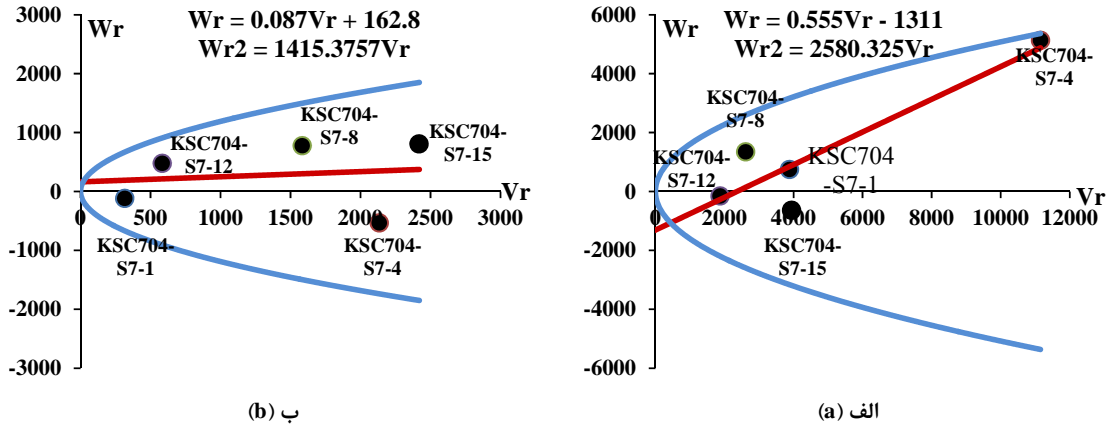
شکل ۴. نمودار Wr/Vr برای صفت طول بلال تحت شرایط نرمال (الف) و کمبود آب (ب).

Fig. 4. Wr/Vr graph for ear length trait under normal (a) and water scarcity (b) conditions



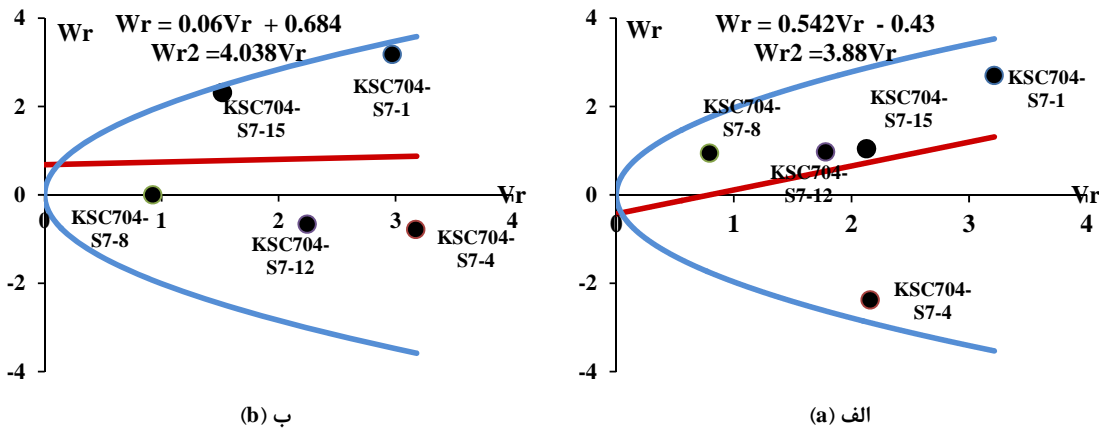
شکل ۵. نمودار Wr/Vr برای صفت عملکرد دانه تک بوته تحت شرایط نرمال (الف) و کمبود آب (ب).

Fig. 5. Wr/Vr graph for grain yield per plant trait under normal (a) and water scarcity (b) conditions



شکل ۶. نمودار Wr/Vr برای صفت تعداد دانه در بلال تحت شرایط نرمال (الف) و کمبود آب (ب).

Fig. 6. Wr/Vr graph for grain number per ear trait under normal (a) and water scarcity (b) conditions



شکل ۷. نمودار Wr/Vr برای صفت وزن صد دانه تحت شرایط نرمال (الف) و کمبود آب (ب).

Fig. 7. Wr/Vr graph for 100-grain weight trait under normal (a) and water scarcity (b) conditions

کمبود آب متفاوت بود و ژن‌های کنترل‌کننده این صفات از محیطی به محیط دیگر تفاوت نشان دادند و محققین دیگر (Khodarahmpour, 2011; Zare et al., 2011; Hussain et al., 2014; Moradi and Choukan, 2017) نیز متفاوت بودن کنترل ژنتیکی این صفات در شرایط محیطی مختلف را گزارش نموده‌اند. همان‌طور که در نتایج مشاهده گردید نحوه کنترل ژنتیکی صفات از یک محیط به محیط دیگر متفاوت بود و بنابراین برای هر محیط باید استراتژی و برنامه اصلاحی خاص آن محیط را به کار برد. در اکثر صفات مورد مطالعه، ژن‌های با اثرات فوق غالبیت سهم بیشتری در کنترل صفات چه در شرایط نرمال و چه در شرایط تنش داشتند. علاوه بر آن، برآورد وراثت‌پذیری خصوصی صفات نیز نشان‌دهنده این مطلب بود که اکثر صفات مورد مطالعه وراثت‌پذیری خصوصی متوسط داشته و بیشتر تحت کنترل اثرات غیر افزایشی ژن‌ها بودند؛ بنابراین می‌توان گفت که برای اصلاح و بهبود ارزش ژنتیکی جمعیت از این صفات و از جمله عملکرد و اجزای آن روش‌گزینش چندان موفقیت‌آمیز نخواهد بود، بلکه می‌بایست از پدیده هتروزیس استفاده نمود و والدین مورد نظر را جهت تولید هیبریدها تلاقی داد یا از انتخاب در نسل‌های آخر برای بهبود صفات استفاده نمود.

پراکنش والدین برای صفات تعداد دانه در بلال و وزن صد دانه در شرایط نرمال نشان داد (شکل‌های ۶ و ۷ (الف)) که خط رگرسیون قسمت منفی محور Wr را قطع نموده است؛ بنابراین این صفات در شرایط نرمال تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها قرار دارند و بنابراین برای اصلاح این صفات از پدیده هتروزیس و تولید هیبرید باید استفاده نمود. همچنین خط رگرسیون قسمت مثبت محور Wr را در شرایط کمبود آب برای صفات تعداد دانه در بلال و وزن صد دانه قطع کرده است (شکل‌های ۶ و ۷ (ب))، به این معنی که این صفات تحت کنترل اثر غالبیت ناقص ژن‌ها در شرایط کمبود آب قرار داشتند؛ بنابراین، با توجه به نتایج این آزمایش که سهم اثرات غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات بیشتر از اثرات افزایشی ژن‌ها در هر دو شرایط بود، بنابراین باید در برنامه‌های به‌نژادی از روش‌های اصلاحی مبتنی بر دورگ‌گیری و پدیده هتروزیس برای بهبود این صفات بهره برد. با توجه به متفاوت بودن الگوی بیان ژنی از محیطی به محیط دیگر، پراکنش والدین در محورهای مختصات نیز از محیط نرمال به محیط کمبود آب متفاوت بود و نشان داد که برای اصلاح این صفات در شرایط نرمال و کمبود آب باید استراتژی متفاوتی به کار برد.

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که نحوه کنترل ژنتیکی صفات مورد مطالعه در دو شرایط محیطی نرمال و

منابع

- Aslam, M., Ikram, M., Maqbool, M.A., Akbar, W., 2015. Assessment of genetic components for different traits in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Agricultural Research*. 53, 1-10.
- Atlin, G.N., Cairns, J.E., Das, B., 2017. Rapid breeding and varietal replacement are critical to adaptation of cropping systems in the developing world to climate change. *Global Food Security*. 12, 31-37.
- Choukan, R., Warburton, M.L., 2006. Genetic distance based on SSR markers and testcross performance of maize inbred lines. *Iranian Journal of Biotechnology*. 4, 254-259.
- Christie, B., Shattuck, V., 1992. The diallel cross: design, analysis, and use for plant breeders. In: Janick, J. (ed.), *Plant Breeding Reviews*, John Wiley & Sons, Inc, USA, pp. 9-36.
- FAO. 2016. Statistical databases. Food and Agriculture Organization of the United Nations, <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
- Fathi, A., Tari, D.B., 2016. Effect of drought stress and its mechanism in plants. *International Journal of Life Sciences*. 10, 1-6.
- Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B., 2010. *Quantitative genetics in maize breeding*. Springer Science+Business Media, New York, USA.
- Hayman, B., 1954a. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*. 10, 235-244.

- Hayman, B., 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*. 39, 789-809.
- Hayman, B., 1957. Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*. 42, 336-355.
- Hayman, B., 1958. The Theory and Analysis of Diallel Crosses. II. *Genetics*. 43, 63-58.
- Hayman, B., 1960. The Theory and Analysis of Diallel Crosses. III. *Genetics*. 45, 155-172.
- Hill, J., Becker, H.C., Tigerstedt, P.M., 1998. *Quantitative and Ecological Aspects of Plant Breeding*. Springer Science & Business Media, London.
- Hussain, M., Shah, K., Ghafoor, A., Kiani, T., Mahmood, T., 2014. Genetic analysis for grain yield and various morphological traits in maize (*Zea mays* L.) under normal and water stress environments. *The Journal of Animal & Plant Sciences*. 24, 1230-1240.
- IBPGR. 1991. *Descriptors for Maize*. International Maize and Wheat Improvement Center, Mexico City/International Board for Plant Genetic Resources, Rome.
- Jinks, J.L., Hayman, B., 1953. The analysis of diallel crosses. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*. 27, 48-54.
- Jinks, J., 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics*. 39, 767-788.
- Khodarahmpour, Z., 2011. Genetic control of different traits in maize inbred lines (*Zea mays* L.) using graphical analysis. *African Journal of Agricultural Research*. 6, 1661-1666.
- Lay, P., Razdan, A., 2017. Genetic analysis of grain yield and its components of maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 6, 1366-1372.
- Makumbi, D., Alvarado, G., Crossa, J., Burgueño, J., 2018. SASHAYDIAL: A SAS Program for Hayman's Diallel Analysis. *Crop Science*. 58, 1605-1615.
- Moradi, M., Choukan, R., 2017. Graphical analysis for grain yield related traits in maize (*Zea mays* L.) using diallel crosses under normal and water stress conditions. *Journal of Crop Breeding*. 9, 149-157. [In Persian with English Summary].
- Razali, N.M., Wah, Y.B., 2011. Power comparisons of shapiro-wilk, kolmogorov-smirnov, lilliefors and anderson-darling tests. *Journal of Statistical Modeling and Analytics*. 2, 21-33.
- SAS-Institute-Inc. 2014. *Base SAS 9.4 Procedures Guide: Statistical Procedures*. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Shiferaw, B., Prasanna, B.M., Hellin, J., Bänziger, M., 2011. Crops that feed the world 6. Past successes and future challenges to the role played by maize in global food security. *Food Security*. 3, 307-327.
- Stojakovic, M., Ivanovic, M., Jockovic, D., Vasic, N., 2007. Characteristics of reselected Mo17 and B73 inbred lines of maize. *Maydica*. 52, 257-260.
- Verslues, P.E., Agarwal, M., Katiyar, Agarwal, S., Zhu, J., Zhu, J.K., 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*. 45, 523-539.
- Zare, M., Choukan, R., Bihamta, M.R., MajidiHeravan, E., Kamelmanesh, M.M., 2011. Gene action for some agronomic traits in maize (*Zea mays* L.). *Crop Breeding Journal*. 1, 133-141.